

## 浙江丽水虎纹蛙形态特征的两性异形和食性

林植华<sup>1, 2</sup>, 计翔<sup>2, 3, \*</sup>

(1. 丽水学院 生物系, 浙江 丽水 323000; 2. 杭州师范学院 生命科学院 环境科学与自然资源系, 浙江 杭州 310036;  
3. 南京师范大学 生命科学院 江苏省生物资源技术重点实验室, 江苏 南京 210097)

**摘要:** 用数显游标卡尺测量了 407 只 2001—2003 年 9 月下旬至 10 月上旬浙江丽水罚没的死亡虎纹蛙的体长等 10 个形态指标, 结果表明: 雌性成体体长 (SUL) 大于雄性成体, 幼体形态无显著两性差异; ANCOVA 去除 SUL 差异的影响后, 雌性成体的头长和后肢长大于雄性成体, 前肢长、眼径和耳径则小于雄性成体。前肢两侧对称性的偏移度成体大于幼体, 雌性大于雄性; 后肢两侧对称性成幼体和两性无显著差异。10 个形态指标主成分分析的前三个主成分共解释 64.6 % 的变异: 第一主成分中头宽、眼径和耳径, 第二主成分中后肢长, 第三主成分中眼间距和鼻间距分别有较高的正负载系数。用 Nikon SMZ-1000 解剖镜鉴别 277 只个体胃内容物中的食物种类, 发现其秋季食物以节肢动物为主; 成幼体和两性食物生态位宽度为 3.42 ~ 5.25, 食物生态位重叠度较高为 0.93 ~ 0.98。分析表明, 虎纹蛙局部形态特征的两性差异微弱, 而体长两性异形差异显著; 雌体具有较大的体形与食性无关, 而可能与生育力选择的作用有关。

**关键词:** 蛙科; 虎纹蛙; 形态; 两性异形; 食性; 生态位宽度; 生态位重叠度

**中图分类号:** Q959.53 **文献标识码:** A **文章编号:** 0254–5853 (2005) 03–0255–08

Sexual Dimorphism in Morphological Traits and Food Habits in Tiger Frogs, *Hoplobatrachus rugulosus* in Lishui, ZhejiangLIN Zhi-hua<sup>1, 2</sup>, JI Xiang<sup>2, 3, \*</sup>

(1. Department of Biology, Lishui University, Lishui 323000, China;

2. Department of Environmental Sciences and Natural Resources, School of Life Sciences, Hangzhou Normal College, Hangzhou 310036, China;

3. Jiangsu Key Laboratory for Bioresource Technology, College of Life Sciences, Nanjing Normal University, Nanjing 210097, China)

**Abstract:** We used tiger frogs (*Hoplobatrachus rugulosus*) collected from Lishui (Zhejiang, eastern China) to study sexual dimorphism in morphological traits and food habits. Females larger than 80 mm SUL (snout-urostyle length) and males larger than 70 mm SUL were considered to be adults, and others to be juveniles. The frog is sexually dimorphic, with females being the larger sex. Juveniles were not sexually dimorphic in any of the examined morphological traits. Head length and hind-limb length were larger in adult females than in adult males and fore-limb length, eye diameter and tympanum diameter were larger in adult males than in adult females, when influence of variation in body size (SUL) was removed using ANCOVAs. Other examined morphological traits did not differ between adult females and adult males. The magnitude of hind-limb length deviating from the bilateral symmetry did not differ between adults and juveniles and between both sexes, whereas the magnitudes of fore-limb length deviating from the bilateral symmetry were greater in adults than in juveniles and were greater in females than in males. A principal component analysis resolved three components (with eigenvalues  $\geq 1$ ) from ten size (SUL)-free morphological variables, accounting for 64.6% of variation in the original data. The first component (26.9% variance explained) had high positive loading for size-free values of head width, eye diameter and tympanum diameter, the second component (19.7%) for size-free value of hind-limb length, and the third component (18.0%) for size-free values of interocular length and internasal length. Adult females had lower scores on the first axis of a principal component analysis than did adult males, but the score on the second and the third axes did

收稿日期: 2004–11–01; 接受日期: 2005–02–24

基金项目: 浙江省动物学重点学科资助项目

\* 通讯作者 (Corresponding author), E-mail: xji@mail.hz.zj.cn

Foundation item: This work was supported by the grant from the local government of Zhejiang Province for the Specially Supported Discipline of Zoology.

not differ significantly between adult females and adult males. The tiger frog is an insectivorous species, but it also feeds on invertebrates other than insects. Frogs of different ages and sexes, in various degrees, differed in food niche width and breadth. However, no direct evidence shows a noticeable contribution of the divergence in head size to the segregation of food niche between males and females, which is considered to important to mitigate the competition for food between both sexes.

**Key words:** Ranidae; Tiger frog (*Hoplobatrachus rugulosus*); Morphology; Food habits; Sexual dimorphism; Food niche breadth; Food niche overlap

两栖动物正因人类活动的加剧而受到日益严重的影响,能在日益加剧的人类活动干扰下与人类长期共存的物种很少,两栖动物保护不再是世界生物多样性保护努力中的次要且孤立的问题(Zug, 1993; Pounds et al, 1997; Alford & Richards, 1999)。要有效地保护两栖动物,必须先了解被保护物种的基本生物学特征。虎纹蛙(*Hoplobatrachus rugulosus*)是国家二级保护野生动物,主要利用农田、菜地及其周围的沟塘生境,在我国主要分布在湖北、安徽、江苏以南省份(包括台湾),也见于南亚和东南亚(Zhao & Adler, 1993)。虎纹蛙食用价值较高,国内某些地区的偷猎现象较为严重,人工养殖亦较为普遍。有关虎纹蛙人工养殖技术方面的研究非常丰富,但针对该种基础生物学的研究较少且多为描述性的工作(see Geng & Cai, 1994; Geng et al, 2002)。作者利用浙江丽水林业局罚没虎纹蛙的死亡个体,研究该种个体发育过程中的形态特征变化和食性,检测或计算了(1)两性异形及其发生的个体发育阶段;(2)成幼体及两性重要成对形态特征(前、后肢)左右对称性的差异;(3)成幼体及两性的食性以及食物生态位的宽度和重叠度。

## 1 材料方法

虎纹蛙由丽水市林业局提供,均为2001—2003年9月下旬至10月上旬期间从当地罚没的死亡个体。用数显游标卡尺测量动物体长(吻端至尾杆骨间距, snout-urostyle length, SUL)、头长(吻端至上下颌关节后缘间距)、头宽(头部最宽处间距)、眼径(眼最大直径)、耳径(鼓膜最大直径)、眼间距(两眼间最短间距)、鼻间距(两鼻孔间最短间距)、前肢长(肩关节至第三指末的长度)、后肢长(体后端正中部位至第四趾端的长度)等形态指标。近一半的个体用于检测前后肢两侧对称性的偏移度,偏移度数值用 $[200(R_i - L_i) / (R_i + L_i)]$ 的绝对值表示(Palmer & Strobeck, 1986)。

测量后解剖动物,鉴定性别,取出整胃保存在10%福尔马林中,备食性分析用。用Nikon SMZ-1000解剖镜鉴别胃内容物中的食物种类,统计各种食物种类及其数量。雄性SUL大于70 mm、雌性SUL大于80 mm者判定为性成熟(Chen, 1991)。食物生态位宽度用Simpson多样性指数( $B$ )表示(MacArthur, 1972):

$$B = 1 / \sum p_i^2$$

其中 $p_i$ 为实际利用的第 $i$ 种食物在所有被利用食物中所占的比例。食物生态位重叠度用Levins( $O_{jk}$ 或 $O_{kj}$ )指数表示(Pianka, 1973):

$$O_{jk} = O_{kj} = \sum p_{ij}p_{ik} / (\sum p_{ij}^2 \sum p_{ik}^2)^{1/2}$$

其中 $p_{ij}$ 和 $p_{ik}$ 分别为被 $j$ 和 $k$ 种类或性别组动物利用的第 $i$ 种食物在所有被利用的食物中所占的比例。

数据在做进一步统计检验前,用Kolmogorov-Smirnov和Bartlett检验分别检测正态性和方差同质性。经检验,形态数据经ln或平方根转化后符合参数统计条件。用线性回归、单因子和双因子方差分析(ANOVA)、单因子协方差分析(ANCOVA)、主成分分析等处理相应的数据。描述性统计值用平均值±标准误(范围)表示,显著性水平设置为 $\alpha = 0.05$ 。

## 2 结果

### 2.1 形态特征

雌性成体SUL大于雄性成体(图1),ANCOVA去除SUL差异的影响后,雌性成体的头长和后肢长大于雄性成体,前肢长、眼径和耳径则小于雄性成体,成体的其他形态特征无显著的两性差异(表1)。幼体个体大小(SUL)和所有其他局部形态特征均无显著的两性差异(表1)。后肢两侧对称性的偏移度在成体与幼体,以及两性之间无显著差异;成体前肢两侧对称性的偏移度大于幼体,雌性前肢两侧对称性的偏移度大于雄性(表2)。

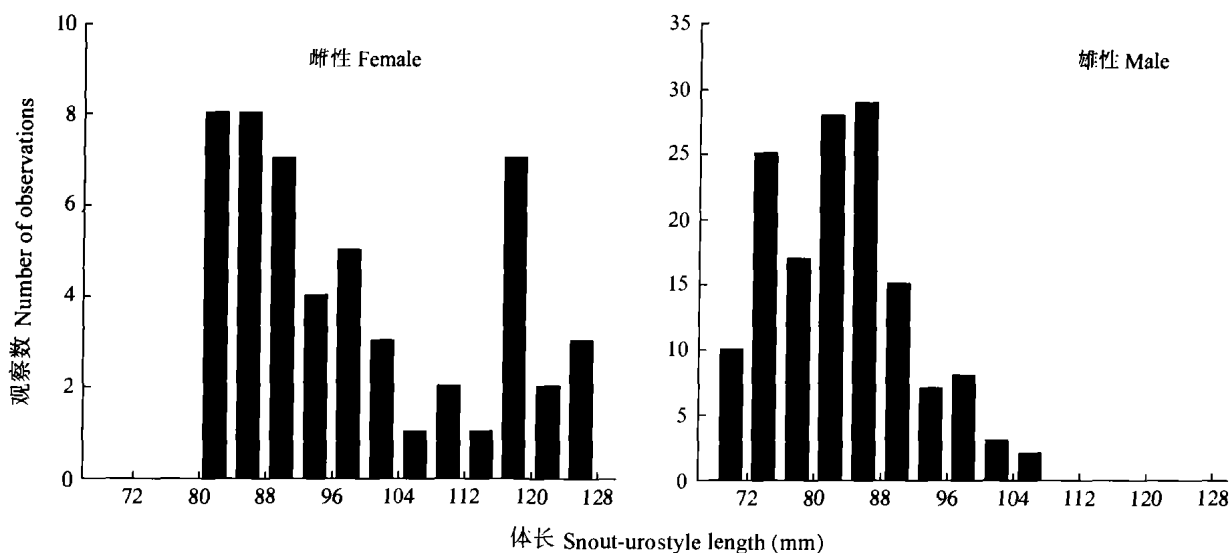


图 1 虎纹蛙成体体长频次分布

Fig. 1 Frequency distributions of snout-urostyle length of adult tiger frogs, *Hoplobatrachus rugulosus*

表 1 虎纹蛙形态特征的描述性统计值

Tab. 1 Descriptive statistics of morphological traits of tiger frogs, *Hoplobatrachus rugulosus*

形态变量 Morphological variable	成体 Adult		<i>F</i> 值和 显著水平 <i>F</i> -value and significant level	幼体 Juvenile		<i>F</i> 值和 显著水平 <i>F</i> -value and significant level
	雌体 Female	雄体 Male		雌体 Female	雄体 Male	
样本数 Sample size	51	144		125	87	
体长 Snout-urostyle length	98.5 ± 2.0 (80.1 – 127.1)	83.1 ± 0.7 (70.1 – 104.7)	84.29*** <i>F</i> > <i>M</i>	62.0 ± 0.8 (44.3 – 79.0)	59.8 ± 0.7 (43.8 – 69.9)	3.26 <sup>ns</sup>
头长 Head length	33.3 ± 0.6 (26.7 – 40.8)	28.5 ± 0.2 (23.2 – 35.8)	5.86* <i>F</i> > <i>M</i>	22.4 ± 0.3 (16.2 – 28.7)	21.6 ± 0.3 (15.8 – 26.3)	0.59 <sup>ns</sup>
头宽 Head width	31.8 ± 0.9 (22.2 – 42.0)	26.3 ± 0.3 (19.5 – 37.8)	2.29 <sup>ns</sup>	19.1 ± 0.3 (13.1 – 26.9)	18.5 ± 0.3 (13.7 – 24.1)	0.21 <sup>ns</sup>
前肢长 Fore-limb length	47.0 ± 1.1 (32.9 – 61.7)	40.5 ± 0.4 (32.0 – 61.7)	5.10* <i>F</i> < <i>M</i>	29.8 ± 0.4 (20.2 – 40.1)	29.0 ± 0.4 (19.4 – 36.5)	0.47 <sup>ns</sup>
后肢长 Hind-limb length	138.3 ± 2.9 (107.3 – 180.0)	115.7 ± 1.0 (95.5 – 156.0)	4.04* <i>F</i> > <i>M</i>	87.9 ± 1.2 (60.6 – 118.5)	85.2 ± 1.2 (58.6 – 107.6)	0.78 <sup>ns</sup>
最长前趾 Longest fore-toe	14.0 ± 0.3 (9.7 – 19.1)	12.1 ± 0.1 (8.4 – 15.5)	3.33 <sup>ns</sup>	10.1 ± 0.1 (6.0 – 13.9)	9.7 ± 0.1 (7.1 – 13.9)	0.26 <sup>ns</sup>
最长后趾 Longest hind-toe	36.8 ± 0.8 (27.4 – 49.6)	32.0 ± 0.3 (21.8 – 41.7)	1.69 <sup>ns</sup>	24.5 ± 0.3 (16.8 – 32.8)	24.1 ± 0.4 (16.2 – 30.7)	1.54 <sup>ns</sup>
眼径 Eye diameter	9.1 ± 0.3 (6.0 – 12.4)	8.0 ± 0.1 (5.6 – 11.3)	4.04* <i>F</i> < <i>M</i>	6.0 ± 0.1 (4.4 – 9.1)	5.8 ± 0.1 (4.1 – 7.9)	0.67 <sup>ns</sup>
耳径 Tympanum diameter	7.2 ± 0.2 (5.2 – 9.9)	6.4 ± 0.1 (4.6 – 10.2)	5.16* <i>F</i> < <i>M</i>	4.9 ± 0.1 (3.4 – 6.7)	4.8 ± 0.1 (3.5 – 6.8)	0.01 <sup>ns</sup>
眼间距 Interocular length	7.0 ± 0.2 (5.0 – 9.0)	5.9 ± 0.1 (4.1 – 8.0)	0.88 <sup>ns</sup>	4.9 ± 0.1 (3.1 – 7.3)	4.7 ± 0.1 (3.3 – 6.6)	0.01 <sup>ns</sup>
鼻间距 Internasal length	4.5 ± 0.1 (3.2 – 6.1)	4.1 ± 0.1 (2.2 – 6.3)	0.06 <sup>ns</sup>	3.6 ± 0.1 (2.3 – 4.7)	3.5 ± 0.1 (2.5 – 4.6)	2.39 <sup>ns</sup>

表中数据用平均值 ± 标准误 (范围) 表示, 所有长度单位为毫米。表中显示单因子 ANOVA (SUL) 或 ANCOVA (其他形态变量, 以 SUL 为协变量) 的 *F* 值和显著性水平 [Data are expressed as mean ± SE (range). All length units are in mm. *F* values of one-way ANOVA (for SUL) or ANCOVA (for other morphological variables with SUL as the covariate) and significant levels are indicated in the table].

<sup>ns</sup> *P* > 0.05; \**P* < 0.05; \*\*\**P* < 0.001. *F*: 雌性 (Female); *M*: 雄性 (Male)。

对成体 10 个形态特征变量作主成分分析 (Eigenvalue  $\geq 1$ ) 发现, 前 3 个主成分共解释 64.6% 的变异 (表 3)。头宽、眼径和耳径在第一主成分有较高的正负载系数, 后肢长在第二主成分有较高的正负载系数, 眼间距和鼻间距在第三主成分有较高的正负载系数 (表 3)。成体第一主成分的分值雌性显著小于雄性 (ANOVA,  $F_{1,211} = 6.91$ ,  $P < 0.01$ ), 第二 (ANOVA,  $F_{1,211} = 2.91$ ,  $P = 0.090$ )

和第三 (ANOVA,  $F_{1,211} = 0.03$ ,  $P = 0.869$ ) 主成分的分值两性无显著差异 (图 2)。

## 2.2 食性

总计有 277 只虎纹蛙被用于胃检分析食性 (雌性成体 40、雄性成体 51、雌性幼体 113、雄性幼体 73)。丽水虎纹蛙秋季摄入的食物主要是节肢动物 (表 4), 其中步甲科最多 (雌性成体 39.6%、雄性成体 40.8%、雌性幼体 52.3% 和雄性幼体 46.5%)。

表 2 虎纹蛙前后肢两侧对称性的偏移度

Tab. 2 The degrees of fore- and hind-limbs deviating from the bilateral symmetry in *Hoplobatrachus rugulosus*

	成体 Adult		幼体 Juvenile	
	雌体 Female	雄体 Male	雌体 Female	雄体 Male
样本数 Sample size	23	73	76	43
前肢长 Fore-limb length	$5.13 \pm 1.19$ (0.00 - 28.15)	$3.22 \pm 0.36$ (0.00 - 17.58)	$3.18 \pm 0.38$ (0.00 - 14.14)	$2.74 \pm 0.42$ (0.00 - 8.92)
后肢长 Hind-limb length	$1.88 \pm 0.35$ (0.00 - 7.19)	$2.25 \pm 0.26$ (0.00 - 11.95)	$1.94 \pm 0.34$ (0.00 - 19.78)	$2.57 \pm 0.57$ (0.00 - 23.74)
	雌性 vs. 雄性 Females vs. males		幼体 vs. 成体 Juveniles vs. adults	相互作用 Interaction
前肢长 Fore-limb length	$F_{1,211} = 4.05$ , $P = 0.046$ , $F > M$		$F_{1,211} = 6.14$ , $P = 0.014$ , $A > J$	$F_{1,211} = 1.04$ , $P = 0.310$
后肢长 Hind-limb length	$F_{1,211} = 1.82$ , $P = 0.179$		$F_{1,211} = 0.03$ , $P = 0.871$	$F_{1,211} = 0.03$ , $P = 0.874$

F: 雌性 (Female); M: 雄性 (Male); A: 成体 (Adult); J: 幼体 (Juvenile)。

表 3 虎纹蛙成体 10 个形态特征主成分分析前 3 个主成分的负载系数

Tab. 3 Loading of the first three axes of a principal component analysis on ten morphological variables from adults *Hoplobatrachus rugulosus*

	负载系数 Factor loading		
	PC 1	PC 2	PC 3
头长 Head length	0.161	0.560	0.504
头宽 Head width	<b>0.868</b>	0.153	-0.089
前肢长 Fore-limb length	0.635	0.451	-0.180
后肢长 Hind-limb length	0.051	<b>0.825</b>	0.007
最长前趾 Longest fore-toe	-0.267	0.586	0.280
最长后趾 Longest hind-toe	0.230	0.620	-0.161
眼径 Eye diameter	<b>0.847</b>	-0.007	-0.265
耳径 Tympanum diameter	<b>0.785</b>	-0.126	0.157
眼间距 Interocular length	-0.099	0.062	<b>0.872</b>
鼻间距 Internasal length	-0.205	-0.076	<b>0.737</b>
贡献率 Variance	26.9%	19.7%	18.0%

用变量与体长的回归剩余值去除大小差异的影响, 对每个主成分有主要贡献的变量用黑体注明。

Size effects are removed in all cases by using residuals from the regressions on snout-urostyle length. Variables with the main contribution to each factor are in bold face.

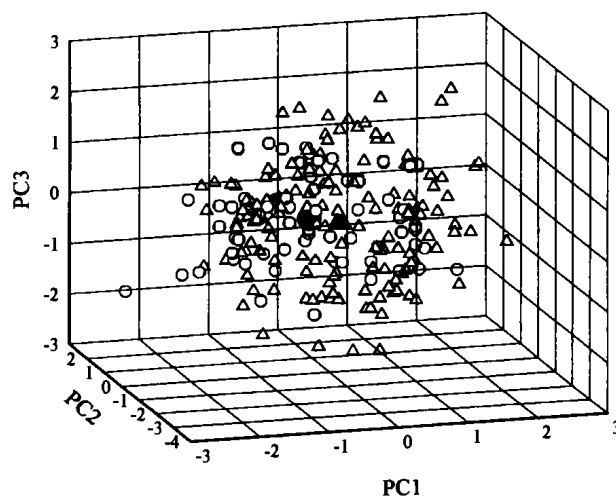


图 2 虎纹蛙两性成体 10 个形态特征的前 3 个主成分荷载因子的分布图

Fig. 2 Scatterplot of both sexes of adults *Hoplobatrachus rugulosus* along the first three morphological principle component factors

个体大小差异的影响用相应变量与体长的回归剩余值去除 (Size effects were removed by using residuals from the regressions of corresponding variables on snout-urostyle length)。

△: 雄性 (Male); ○: 雌性 (Female); ▲, ●: 分别为雄性和雌性的平均值 (Mean values in males and females, respectively)。

表 4 浙江丽水虎纹蛙秋季胃内容物中的食物类型及数量

Tab. 4 Prey items found in stomach contents of *Hoplobatrachus rugulosus* collected in the fall from Lishui, Zhejiang

食饵类型 Prey item	食物数量 (总量比) Prey numbers (proportion of the total)			
	雌性成体 Female adult	雄性成体 Male adult	雌性幼体 Female juvenile	雄性幼体 Male juvenile
正蚓目钜蚓科 Lumbricida, Megascolecidae	0 (-)	1 (0.0097)	1 (0.0046)	1 (0.0079)
中腹足目田螺科 Mesogastropoda, Viviparidae	1 (0.0189)	0 (-)	1 (0.0046)	3 (0.0236)
基眼目扁卷螺科 Basommatophora, Planorbidae	0 (-)	0 (-)	0 (-)	1 (0.0079)
基眼目椎实螺科 Basommatophora, Lymnaeidae	1 (0.0189)	0 (-)	0 (-)	0 (-)
等足目鼠妇虫科 Isopoda, Porcellionidae	0 (-)	0 (-)	4 (0.0183)	1 (0.0079)
十足目长臂虾科 Decapoda, Palaemonidae	0 (-)	0 (-)	2 (0.0092)	0 (-)
蜘蛛目地蛛科 Araneae, Atypidae	2 (0.0377)	4 (0.0388)	1 (0.0046)	3 (0.0236)
蜘蛛目平腹蛛科 Araneae, Gnaphosidae	0 (-)	0 (-)	0 (-)	1 (0.0079)
蜈蚣目蜈蚣科 Scolodendromorpha, Scolopendridae	3 (0.0566)	3 (0.0291)	11 (0.0505)	2 (0.0157)
石蛃目石蛃科 Microcoryphia, Machilidae	0 (-)	0 (-)	1 (0.0046)	0 (-)
直翅目蟋蟀科 Orthoptera, Gryllotalpidae	3 (0.0566)	15 (0.1456)	13 (0.0596)	14 (0.1102)
直翅目蟋蟀科 Orthoptera, Gryllidae	3 (0.0566)	2 (0.0194)	6 (0.0275)	1 (0.0079)
直翅目菱蝗科 Orthoptera, Tetrigidae	0 (-)	1 (0.0097)	7 (0.0321)	2 (0.0157)
直翅目斑腿蝗科 Orthoptera, Catantopidae	5 (0.0943)	6 (0.0583)	9 (0.0413)	3 (0.0236)
同翅目飞虱科 Homoptera, Delphacidae	0 (-)	0 (-)	1 (0.0046)	0 (-)
半翅目蝽科 Hemiptera, Pentatomidae	3 (0.0566)	0 (-)	1 (0.0046)	2 (0.0157)
半翅目缘蝽科 Hemiptera, Coreidae	0 (-)	0 (-)	1 (0.0046)	0 (-)
半翅目水龟科 Hemiptera, Gerridae	1 (0.0189)	0 (-)	0 (-)	0 (-)
革翅目蠹蛾科 Dermoptera, Labiduridae	0 (-)	2 (0.0194)	0 (-)	0 (-)
鞘翅目步甲科 Coleoptera, Carabidae	21 (0.3962)	42 (0.4078)	114 (0.5229)	59 (0.4646)
鞘翅目龙虱科 Coleoptera, Dytiscidae	0 (-)	0 (-)	1 (0.0046)	1 (0.0079)
鞘翅目瓢虫科 Coleoptera, Coccinellidae	0 (-)	0 (-)	1 (0.0046)	0 (-)
鞘翅目金龟子科 Coleoptera, Scarabaeidae	0 (-)	1 (0.0097)	1 (0.0046)	3 (0.0236)
鞘翅目叶甲科 Coleoptera, Chrysomelidae	4 (0.0755)	3 (0.0291)	7 (0.0321)	2 (0.0157)
双翅目食蚜蝇科幼虫 Diptera, Syrphidae (larvae)	0 (-)	0 (-)	2 (0.0092)	0 (-)
鳞翅目斑蛾科幼虫 Lepidoptera, Zygaenidae (larvae)	0 (-)	0 (-)	1 (0.0046)	0 (-)
鳞翅目夜蛾科幼虫 Lepidoptera, Noctuidae (larvae)	2 (0.0377)	11 (0.1068)	16 (0.0734)	15 (0.1181)
鳞翅目天蛾科幼虫 Lepidoptera, Sphingidae (larvae)	0 (-)	0 (-)	0 (-)	1 (0.0079)
鳞翅目尺蛾科幼虫 Lepidoptera, Geometridae (larvae)	0 (-)	0 (-)	2 (0.0092)	0 (-)
膜翅目胡蜂科 Hymenoptera, Vespidae	0 (-)	0 (-)	0 (-)	1 (0.0079)
膜翅目蚁科 Hymenoptera, Formicidae	0 (-)	2 (0.0194)	7 (0.0321)	5 (0.0394)
膜翅目胡蜂科 Hymenoptera, Vespidae	0 (-)	0 (-)	0 (-)	1 (0.0079)
无尾目蛙科 Anura, Ranidae	2 (0.0377)	5 (0.0485)	6 (0.0275)	5 (0.0394)
食虫目鼯鼠科 Insectivora, Soricidae	1 (0.0189)	2 (0.0194)	1 (0.0046)	0 (-)
堇菜目葫芦科种子 Violales, Cucurbitaceae	0 (-)	3 (0.0291)	0 (-)	0 (-)
莎草目禾本科种子 Cyperales, Gramineae	1 (0.0189)	0 (-)	0 (-)	0 (-)

表 5 浙江丽水虎纹蛙食物生态位重叠度  
Tab. 5 Food niche overlap in *Hoplobatrachus rugulosus* from Lishui, Zhejiang

	雄性成体 Adult male	雌性幼体 Juvenile female	雄性幼体 Juvenile male
雌性成体 Adult female	0.9387	0.9570	0.9336
雄性成体 Adult male		0.9588	0.9815
雌性幼体 Juvenile female			0.9798

雌性成体、雄性成体、雌性幼体和雄性幼体食物生态位宽度分别为 5.25、4.75、3.42 和 4.01，成幼体和两性个体的食物生态位重叠度很高 (0.933 – 0.982, 表 5)。

### 3 讨 论

自 Darwin (1871) 提出形态特征的两性差异是性选择作用的结果以来, 决定两性异形进化的选择压力一直是一个引起科学争论的主题 (Katsikaros & Shine, 1997)。性选择是许多物种个体大小和其他形态特征两性异形进化的重要原因, 但越来越多的证据表明性选择以外的因素也能导致两性异形。根据性选择假设, 在通过同性格斗或配偶选择竞争交配机会的种类中, 某一性别的形态特征若在强化繁殖成功率方面具有比另一个性别更为重要的作用, 则会使相关特征显示两性差异 (Cooper & Vitt, 1989; Hews, 1990; Mouton & Van Wyk, 1993; Andersson, 1994; Katsikaros & Shine, 1997; Lin & Ji, 2000; Zhang & Ji, 2004; Du & Ji, 2001; Ma & Ji, 2001)。然而, 生育力选择、两性的性成熟个体大小、寿命、资源分配模式的差异以及食性分离等性选择以外的因素也能导致不少物种两性异形 (Slatkin, 1984; Braña, 1996; Bonnet et al, 1998; Lin & Ji, 2000; Ji & Du, 2000; Zhang & Ji, 2000; Ji et al, 2002; Xu & Ji, 2003)。

约 90% 无尾两栖类的雌体大于雄体 (Shine 1979; Katsikaros & Shine, 1997), 虎纹蛙雌性成体亦大于雄性成体。在其他雌体大于雄体的种类中, 生育力选择是雌体具有较大体形的重要原因 (Woolbright, 1983; Ji & Du, 2000)。根据生育力选择假设, 若生育力 (窝卵数) 随雌体大小增加而增加, 雌体向较大的体形方向进化有利于提高繁殖输出并强化其繁殖成功率。虎纹蛙的窝卵数与母体大小呈正相关, 较大的母体能产较多的卵 (Geng & Cai, 1994), 因此, 虎纹蛙雌体具有较大的体形可能与生育力选择的作用有关。

雄体体形大小的进化通常与同性格斗竞争交配机会有关, 若较大的个体在格斗中具有较大的优势并获得更多的交配机会, 选择有利于体形较大的雄性 (Shine, 1979; Davies & Halliday, 1977; Katsikaros & Shine, 1997; Lin & Ji, 2000; Du & Ji, 2001)。多数两栖类的雄体具有较小体形与其繁殖行为有关 (Katsikaros & Shine, 1997)。如雄体鸣叫对配偶选择、增加交配机会具有重要的作用 (Doty & Welch, 2001; Smith & Roberts, 2003); 然而求偶鸣叫会增加雄性繁殖风险、缩短摄食时间, 对雄性生长和寿命有不利的影 响 (Katsikaros & Shine, 1997), 并可能导致雄性具有较小的体形。

虎纹蛙头长、四肢、眼径、耳径等特征存在一定的两性异形, 但相对于许多爬行动物而言, 这些特征的差异较小。在爬行动物中, 具有较大头部的个体有较强的摄食大型食物的能力, 故增大头部能提高个体的适合度 (Schoener et al, 1982; Barden & Shine, 1994)。虎纹蛙成幼体及两性个体的食物生态位高度重叠 (表 5), 表明头部大小两性异形对于食物生态位分离并减缓种内个体竞争食物的作用不大。跳跃是蛙类主要的运动方式, 故后肢对这些动物的运动具有更为重要的作用 (Hirai & Matsui, 2001)。虎纹蛙四肢微弱的两性差异是否与两性运动能力和繁殖行为的差异有关, 还有待进一步论证。虎纹蛙局部形态特征的两性差异在主成分分析中得到了进一步验证 (表 2)。然而, 因两性分值差异显著的第一向量 (成分) 也仅解释了 26.9% 的变异, 我们认为被检局部形态特征的两性差异是微弱的, 虎纹蛙最显著的两性异形特征是体长。

成对器官或结构的两侧对称性与其发育稳定性有关, 偏离两侧对称会使相关器官或结构的功能降低, 并降低动物的适合度 (Leary & Allendorf, 1989; Palmer & Strobeck, 1986; Møller, 1997; Møller & Swaddle, 1997; Barña & Ji, 2000)。本研究 中, 仅前肢两侧对称性显示一定程度的偏移度, 可能与后肢重要性相对更高、后肢偏移两侧对称的个体已

被淘汰有关。从变温动物终身生长推断, 体形较大的虎纹蛙雌体有较长的生长年限。因此, 成体前肢两侧对称性的偏移度大于幼体、雌体前肢两侧对称性的偏移度大于雄体的结果提示, 前肢两侧对称性的偏移度随个体发育变得更为显著。

虎纹蛙的食性与其他利用农田生境的蛙科动物非常相似 (Hirai & Matsui, 1999, 2001)。由于潜在食饵的种类和数量有显著的季节变异, 我们推测虎纹蛙摄入食物的种类也会呈现相应的季节变异。本研究中, 我们研究虎纹蛙食性, 除希望了解该种在特定季节摄入何类食物外, 更重要的是观测成幼体及两性个体的食性有多大程度的差异, 为论证相关

形态特征 (如头部大小) 与食性之间的关联性提供证据。从调查期间虎纹蛙成幼体及两性个体摄入的食物高度相似 (食物生态位高度重叠) 的结果判断, 该种两性头部大小的细微差异对食物生态位分离无重要的贡献, 成幼体及两性个体之间可能存在的食性差异对头部大小在个体发育过程中的变化及两性异形产生无直接的影响。

**致谢:** 浙江省丽水市林业局提供实验材料。杭州师范学院孙希达教授和马小梅高级实验师帮助鉴定食物类别, 丽水学院雷焕宗老师帮助测量标本。特表谢意。

## 参考文献:

- Alford RA, Richards SJ. 1999. Global amphibian declines: A problem in applied ecology [J]. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **30**: 133–165.
- Andersson M. 1994. Sexual Selection [M]. New Jersey: Princeton University Press.
- Barden G, Shine R. 1994. Effects of sex and reproductive mode on dietary composition of the reproductively bimodal lizard, *Lerista bougainvillii* [J]. *Austr. J. Zool.*, **29**: 225–228.
- Bonnet X, Shine R, Naulleau G. 1998. Sexual dimorphism in snakes: Different reproductive roles favour different body plans [J]. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **265**: 179–254.
- Braña F. 1996. Sexual dimorphism in lacertid lizards: Male head increase vs female abdomen increase [J]. *Oikos*, **75**: 511–523.
- Braña F, Ji X. 2000. Influence of incubation temperature on morphology, locomotor performance, and early growth of hatchling wall lizards (*Podarcis muralis*) [J]. *J. Exp. Zool.*, **286**: 422–433.
- Chen BH. 1991. *Rana rugulosa* Wiegmann [A]. In: Chen BH. The Amphibian and Reptilian Fauna of Anhui [M]. Hefei: Anhui Publishing House of Science and Technology. 127–133. [陈壁辉. 1991. 虎纹蛙. 见: 陈壁辉. 安徽两栖爬行动物志. 合肥: 安徽科学技术出版社. 127–133.]
- Cooper WE, Vitt JL. 1989. Sexual dimorphism of head and size in an iguanid lizard: Paradoxical results [J]. *Amer. Nat.*, **133**: 729–735.
- Darwin C. 1871. The descent of man and selection in relation to sex [M]. London: John Murray.
- Davies NB, Halliday TR. 1977. Optimal mate selection in the toad *Bufo bufo* [J]. *Nature*, **269**: 56–58.
- Doty GV, Welch AM. 2001. Advertisement call duration indicates good genes for offspring feeding rate in gray tree frogs (*Hyla versicolor*) [J]. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **49**: 150–156.
- Du WG, Ji X. 2001. Growth, sexual dimorphism and female reproduction of blue-tailed skinks, *Eumeces elegans* [J]. *Zool. Res.*, **22**: 279–286. [杜卫国, 计翔. 2001. 蓝尾石龙子的生长、两性异形及雌性繁殖. 动物学研究, **22**: 279–286.]
- Geng BR, Cai MZ. 1994. A study of the feeding and breeding habits of *Rana tigerina rugulosa* [J]. *J. Fujian Normal Univ.*, **10** (3): 92–96. [耿宝荣, 蔡明章. 1994. 虎纹蛙 (*Rana tigerina rugulosa*) 的食性与繁殖习性的研究. 福建师范大学学报, **10** (3): 92–96.]
- Geng BR, Ke FJ, Liu ZB. 2002. The study of the feeding habits and behaviour of *Hoplobatrachus rugulosa* [J]. *J. Fujian Normal Univ.*, **18** (3): 73–76. [耿宝荣, 柯福建, 刘种标. 2002. 虎纹蛙的食性与捕食行为的研究. 福建师范大学学报, **18** (3): 73–76.]
- Hews DK. 1990. Examining hypothesis generated by field measures of sexual selection on male lizards, *Uta palmeri* [J]. *Evolution*, **44**: 1956–1966.
- Hirai T, Matsui M. 1999. Feeding habits of the pond frog, *Rana nigromaculata*, inhabiting rice fields in Kyoto, Japan [J]. *Copeia*, **1999**: 940–947.
- Hirai T, Matsui M. 2001. Food habits of an endangered Japanese frog, *Rana porosa brevipoda* [J]. *Ecol. Res.*, **16**: 737–743.
- Ji X, Du WG. 2000. Sexual dimorphism in body size and head size and female reproduction in a viviparous skink, *Sphenomorphus indicus* [J]. *Zool. Res.*, **21**: 349–354. [计翔, 杜卫国. 2000. 蜥头、体大小的两性异形和雌性繁殖. 动物学研究, **21**: 349–354.]
- Ji X, Qiu QB, Diong CH. 2002. Sexual dimorphism and female reproductive characteristics in the oriental garden lizard, *Calotes versicolor*, from a population in Hainan, southern China [J]. *J. Herpetol.*, **36**: 1–8.
- Katsikaros K, Shine R. 1997. Sexual dimorphism in the tusked frog, *Adelotus brevis* (Anura: Myobatrachidae): The roles of natural and sexual selection [J]. *Biol. Linn. Soci.*, **60**: 39–51.
- Leary RF, Allendorf FW. 1989. Fluctuating asymmetry as an indicator of stress: Implications for conservation biology [J]. *Trends Ecol. Evol.*, **4**: 214–218.
- Lin ZH, Ji X. 2000. Food habits, sexual dimorphism and female reproduction of the skink (*Eumeces chinensis*) from a Lishui population in Zhejiang [J]. *Acta Ecol. Sin.*, **20**: 304–310. [林植华, 计翔. 2000. 浙江丽水中国石龙子食性、两性异形和雌性繁殖. 生态学报, **20**: 304–310.]
- Ma XM, Ji X. 2001. Ontogenetic changes of sexual dimorphism in head size and food habit in the Chinese skink, *Eumeces chinensis* [J]. *Chin. J. Ecol.*, **20** (3): 12–16. [马小梅, 计翔. 2001. 中国石龙子个体发育过程中头部两性异形和食性的变化. 生态学杂志, **20** (3): 12–16.]
- MacArthur RH. 1972. Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species [M]. New York: Harper and Row.
- Møller AP. 1997. Developmental stability and fitness: A review [J]. *Amer. Nat.*, **149**: 916–932.
- Møller AP, Swaddle JP. 1997. Asymmetry, Developmental Stability,

- and Evolution [M]. Oxford: University Press.
- Mouton PFN, Van Wyk JH. 1993. Sexual dimorphism in cordylid lizards: A case study of the Drakensberg crag lizard, *Pseudocordylus melanotus* [J]. *Can. J. Zool.*, **71**: 1715 – 1723.
- Palmer AR, Strobeck C. 1986. Fluctuating asymmetry: Measurements, analysis, patterns [J]. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **17**: 391 – 421.
- Pianka ER. 1973. The structure of lizard communities [J]. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **4**: 53 – 74.
- Pounds JA, Fogden MPL, Savage JM, Gorman GC. 1997. Tests of null models for amphibians declines on a tropical mountain [J]. *Conserv. Biol.*, **11**: 1307 – 1322.
- Schoener TW, Slade JB, Stinson CH. 1982. Diet and sexual dimorphism in the very catholic lizard genus, *Leiocephalus* of the Bahamas [J]. *Oecologia*, **53**: 160 – 169.
- Shine R. 1979. Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia [J]. *Copeia*, **1979**: 297 – 306.
- Slatkin M. 1984. Ecological causes of sexual dimorphism [J]. *Evolution*, **38**: 622 – 630.
- Smith MJ, Roberts JD. 2003. Call structure may affect male mating success in the quacking frog *Crinia georgiana* (Anura: Myobatrachidae) [J]. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **53**: 221 – 226.
- Woolbright LL. 1983. Sexual selection and size dimorphism in anuran amphibian [J]. *Amer. Nat.*, **121**: 110 – 119.
- Xu XF, Ji X. 2003. Ontogenetic shifts in sexual dimorphism in head size and food habits in the lacertid lizard, *Eremias brenchleyi* [J]. *Chin. J. Appl. Ecol.*, **14**: 557 – 561. [许雪峰, 计翔. 2003. 山地麻蜥个体发育过程中头部两性异形和食性的变化. 应用生态学报, **14**: 557 – 561.]
- Zhang YP, Ji X. 2000. Ontogenetic changes of sexual dimorphism in head size and food habit in grass lizard, *Takydromus septentrionalis* [J]. *Zool. Res.*, **21**: 181 – 186. [张永普, 计翔. 2000. 北草蜥个体发育过程中头部两性异形及食性的变化. 动物学研究, **21**: 181 – 186.]
- Zhang YP, Ji X. 2004. Sexual dimorphism in head size and food habits in the blue-tailed skink *Eumeces elegans* [J]. *Acta Zool. Sin.*, **50**: 745 – 752. [张永普, 计翔. 2004. 蓝尾石龙子头部两性异形和食性. 动物学报, **50**: 745 – 752.]
- Zhao EM, Adler K. 1993. Herpetology of China [M]. Oxford: Published by Society for the Study of Amphibians and Reptiles.
- Zug GR. 1993. Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles [M]. New York: Academic Press.

(上接第 236 页)

“灵长类中心”的成立，一方面，可以充分利用云南省及西南地区的灵长类动物资源和灵长类生物学研究数十年的积累和优势，开展人类疾病的灵长类动物模型的生物医学研究，为中科院、国家生物医学创新体系提供技术平台和动物资源，并形成规模；另一方面，灵长类实验动物的专业化养殖，可以减轻人们对野生动物抓捕的压力，而且遗传背景清楚的动物不仅能使动物实验规范、可靠，也是濒危动物迁地保护的有效途径。中心建设的目标是建成运用灵长类动物模型研究有关人类健康重大问题的我国乃至世界生物医学的综合性研究平台，为解决人类疾病与健康的重大难题提供技术平台保障；成为我国重大疾病、传染性疾病的实验研究基地和提升我院和我国生物医学研究水平的技术支撑点。重点研究领域包括人类疾病灵长类模型的生物医学基础，生殖与发育生物学，神经与行为生物学，遗传和分子生物学以及基因组学、生态与保护生物学等。最终建成一个国家级的、国际一流的灵长类研究中心，生物医学的基础与应用研发基地。

中国科学院昆明灵长类研究中心

联系人：朱建国 严 晔

地址：中国科学院昆明动物研究所，云南 昆明 650223

电话：0871 – 5199076 0871 – 5195511

电邮：zhu@mail.kiz.ac.cn yany@mail.kiz.ac.cn